UNA VISIÓN HISTÓRICA DE LA BIOGEOGRAFÍA DISPERSIONISTA CON CRÍTICAS A SUS FUNDAMENTOS

ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

Museo de Zoología, FES Zaragoza, UNAM.

JORGE LLORENTE BOUSQUETS

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, México 04510 D.F. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

RESUMEN

Se ofrece una síntesis histórica de la escuela biogeográfica dispersionista; se identifican sus precursores, ideas seminales, proponentes principales y obras clásicas. También se resumen sus conceptos y métodos más importantes, así como sus fundamentos teóricos, los cuales se analizan, se discuten y se comparan con otras escuelas de pensamiento en biogeografía histórica.

La síntesis se inicia en sus raíces en la historia de las primeras ideas sobre la distribución orgánica que son base para las primeras teorías de Linneo, Buffon y De Candolle. Se reconoce en Lyell, Darwin y Wallace a los más importantes fundadores del Dispersionismo y se comentan los contextos sociales e intelectuales de su estructuración teórica en el siglo XIX. Tal estructura se reconoce en la biogeografía neodarwiniana cuyos representantes son Matthew, Darlington, Simpson, Mayr y, más recientemente, Briggs. Al final se desarrolla una crítica ontológica y epistemológica de los fundamentos del Dispersionismo.

Palabras clave: Dispersionismo, fundamentos teóricos, biogeografía, historia de la biogeografía, Darwin, Wallace.

ABSTRACT

By means of identifying its precursors, fundamental arguments, major proponents, and classic publications, an historical synthesis of the school of dispersalist biogeography is provided. Its concepts and major methods are analyzed and compared with those of other schools of historical biogeography.

The historical roots of this synthesis emerge from Linnaeus, Buffon, and De Candolle. The founders of a dispersalist school were Darwin, Lyell, and Wallace whose theoretical structure was influenced by the intellectual and social contexts of the 19th century. This structure is recognizable in the neodarwinian biogeography of Darlington, Matthew, Mayr, Simpson and, most recently, Briggs. An ontological and epistemological criticism is provided of dispersalism.

Key words: Dispersionism, theoretic foundations, biogeography, history of biogeography, Darwin, Wallace.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía estudia la distribución de lo vivo en el espacio geográfico. Esta disciplina tiene como intereses centrales: 1) descubrir patrones generales en la distribución espacial de los distintos grupos de organismos, tanto actuales como extintos, y 2) investigar las causas que los han producido (Simberloff, 1983). Con frecuencia se reconocen dos grandes campos de esta disciplina: la *biogeografía histórica* y la *biogeografía ecológica*. La primera se interesa por el estudio de las causas que han operado en el pasado afectando la distribución orgánica, abarcando escalas y jerarquías amplias (taxonómicas, geográficas y cronológicas). Se apoya principalmente en la sistemática, las ciencias de la Tierra y la paleontología, para postular explicaciones de los patrones biogeográficos actuales, en particular de taxones supraespecíficos. La *biogeografía ecológica*, en cambio, tiene como interés básico el investigar la influencia de los factores ecogeográficos y bióticos sobre los organismos a una escala más bien local (Brown y Gibson, 1983); no obstante, la macroecología y el estudio de la distribución de los biomas a nivel mundial, implica escalas geográficas amplias, aunque no jerarquías filogenéticas mayores, su enfoque es ecológico no histórico.

Resulta así que la biogeografía incluye conjuntos de conceptos, métodos y estrategias diferentes, según la escala espacial y temporal de los procesos y patrones que investigue. Es claro que hay diferencias sustanciales entre estudiar los patrones y las causas de la distribución de los organismos en un período corto de tiempo y en un área en particular, o bien estudiarlos en términos de linajes y estirpes a escala continental o mundial, abarcando períodos geológicos. En el primer caso, el interés se centra sobre el efecto de factores ecológicos en poblaciones y comunidades, mientras que en el segundo adquiere sentido investigar las interrelaciones históricas entre las áreas de endemismo con base en los taxones que las constituyen.

Existen variados procesos que afectan la distribución de los organismos tanto en el espacio como en el tiempo. Tales procesos interactivos de diferente índole, ya sean geográficos (eustáticos, tectónicos, climáticos y oceanográficos), evolutivos (adaptación, especiación, divergencia y extinción) y ecológicos (inmigración, emigración e interacciones bióticas), intervienen en la formación de patrones sobre distintas escalas de tiempo y espacio. Se hace así pertinente realizar análisis integrales de la distribución orgánica, que incluyan tanto a los mecanismos ecológicos como a las 'perturbaciones' históricas, para entender más cabalmente las causas de la distribución espacial y temporal de la vida y sus distintos componentes. Sin embargo, permanece por tenderse el puente que ligue a la biogeografía ecológica con la histórica, y que permita deslindar la importancia relativa de las causas ecológicas e históricas sobre la distribución de la vida sobre la Tierra (Myers y Giller, 1988; Vuilleumier, 1999). ¿Cómo hacer más tenues estas fronteras disciplinarias?

La biogeografía histórica ha tenido como interés permanente el reconocer áreas bióticas como unidades en donde se ha generado especiación alopátrida y el establecer relaciones entre estas áreas. Han sido básicamente dos los criterios que se han empleado para establecer relaciones entre áreas: 1) fenético, que atiende a la similitud de elementos bióticos compartidos, y 2) genealógicos, que atiende a la historia de fragmentación de las áreas y sus biotas.

Las primeras ideas sobre la distribución orgánica

Se considera que la dispersión como agente causal de la distribución orgánica es una idea tan antigua como el *Génesis* bíblico. En el relato de Noé se refiere que:

> El año seiscientos de la vida de Noé, el mes segundo, a los diecisiete días del mes, aquel día fueron rotas todas las fuentes del grande abismo, y las cataratas de los cielos fueron abiertas y hubo lluvia sobre la Tierra cuarenta días y cuarenta noches (*Génesis*, 7:11).

Según el relato mosaico, después de que cesó el diluvio y las aguas se retrajeron, el arca quedó depositada sobre el monte Ararat, y desde allí se dispersaron por toda la superficie terrestre las diversas criaturas que había salvado Noé. El relato del diluvio se convirtió en la explicación canónica del poblamiento del mundo dentro de la visión cristiana. En el siglo V, San Agustín, obispo de Hipona, al componer la primera gran *Summa* cristiana, convalidó la explicación dispersionista. A partir de la leyenda del diluvio, elaboró la metáfora de que cada una de las especies que había salvado Noé representaba a una de las distintas naciones, que por más ínfimas que fueran, se salvarían del diluvio del mal a través del arca salvadora representada por la Iglesia Católica (San Agustín, 1992: 367). Debido a que Dios daba a todos los hombres oportunidad de salvación, era necesario que se hubieran salvado todas las especies embarcadas por Noé. Quedó así asentada una concepción biogeográfica a partir de una metáfora teológica, y se aceptó, con la fuerza de la autoridad de San Agustín, que a partir de Ararat se dispersaron todas y cada una de las especies que habitan la Tierra (Papavero *et al.*, 1995). Un corolario de esta tesis es que sólo hubo una creación, de modo que el caso problemático de la presencia de animales en lugares aislados y remotos San Agustín la resolvió recurriendo al transporte, ya fuera hecho por los hombres o, si hacía falta, por los mismos ángeles (Llorente *et al.*, 2000).

El descubrimiento de nuevas biotas

Al consolidarse la institución de la Iglesia Católica, se impuso una concepción cristiana de la vida en el mundo occidental, que permeó todas las actividades humanas (Templado, 1974). Bajo esa visión se afirmó que todas las especies que han poblado la faz de la Tierra se originaron por un solo acto de creación divina en el Edén bíblico, que de esa manera se convirtió en el centro de origen por excelencia, para después ser salvadas por Noé y expandirse hacia todos los confines de la Tierra desde el monte Ararat, a su vez se convirtió en el centro de dispersión primigenio. Como parte de la política de contrarreforma ante el cisma luterano y su doctrina del libre albedrío, la alta jerarquía de la Iglesia Católica se reunió de 1545 a 1563 en el Concilio de Trento, y decretó la interpretación literal de la Biblia. Se reafirmó entonces la creencia en un acto de creación único en el tiempo y localizado en el espacio, con lo que la libre especulación sobre los hechos del mundo, incluida la distribución geográfica de plantas y animales, quedó socialmente reprimida.

La dispersión de la biota terrestre a partir de un solo punto geográfico no dejaba de tener cierto apoyo empírico, si se considera que desde el siglo XVI se conocían casos de plantas traídas de lejanas tierras que prosperaban exitosamente en Europa. También animales como el conejo, que se habían introducido a Inglaterra con el fin de combatir las hambrunas recurrentes, habían proliferado en tierras extranjeras. Sin embargo, se presentaban casos problemáticos para la explicación dispersionista. Uno era el de las especies de fieras iguales o muy semejantes que habitaban áreas separadas por grandes distancias. La explicación de que habían sido transportados por hombres no era precisamente satisfactoria, pues resultaba difícil imaginar hombres transportando animales feroces durante largas travesías, mientras que la explicación agustiniana que apelaba a la transportación divina o 'angelocoria' no dejaba de causar escepticismo.

Un escolástico flamenco, Justus Lipsius (1547-1606), conocido en los círculos teológicos por haber adaptado los principios de la escuela estoica al cristianismo, intentó salvar el punto mediante el artificio de puentes oceánicos imaginarios, precediendo por más de tres siglos a algunos biogeógrafos con la misma proclividad a emplear ese recurso *ad hoc* para explicar casos de distribuciones disyuntas, es decir, el de formas estrechamente relacionadas que habitan áreas separadas por grandes distancias. La exploración del Nuevo Mundo asombraba a los estudiosos e inevitablemente surgían preguntas sobre la distribución de los animales que no parecía concordar con el modelo de un solo centro de creación. El oidor Tomás López Medel manifestaba así sus dudas a fines del siglo XVI:

> Es admirable la naturaleza en la variedad con que para mayor contento del hombre reparte en diversas provincias y regiones las cosas producidas. En Indias hay especies que en ningún otro lado se hallan; y ante todas cosas parecen ser de aquellas partes y pertenecerle... (en Trabulse, 1985).

Los nuevos hechos de distribución orgánica no parecían adaptarse al relato del *Génesis*. Cada vez era más manifiesto que en diferentes partes del globo habitaban especies distintas. El jesuita español Joseph de Acosta (1540-1600) en su *Historia Natural y Moral de las Indias* (Acosta, 1940) manifestó dudas bien razonadas sobre el origen de los animales que vivían en América:

> Halláronse, pues, animales de la misma especie que en Europa, sin haber sido llevados de españoles. Hay leones, tigres, osos, jabalíes, zorras y otras fieras animales silvestres de los cuales hicimos en el primer libro argumento fuerte, que no siendo verosímil que por mar pasasen en Indias, pues pasar a nado el océano es imposible, y embarcarlos consigo hombres es locura, síguese que por alguna parte donde el un orbe se continúa y avecina al otro, hayan penetrado, y poco a poco poblado aquel nuevo mundo. Pues conforme a la Divina Escritura, todos estos animales se salvaron en el arca de Noé y de allí se han propagado en el mundo.

Hasta aquí la explicación que daba Acosta se apegaba a la ortodoxia, además de llevar implícito el principio de parsimonia, pues suponía más probable una dispersión más o menos continua que otra mediante grandes saltos. Sin embargo, las especies que eran exclusivas del Nuevo Mundo resultaban aún más problemáticas:

> Mayor dificultad hace averiguar qué principio tuvieron aquellos animales que se hallan en Indias y no se hallan en el mundo de acá. Por que si allá los produjo el Creador, no hay para que recurrir al arca de Noé ni aún hubiera para qué salvar entonces todas las especies de aves y animales si habían de criarse después de nuevo; ni tampoco parece que con la creación de los seis días dejara Dios al mundo acabado y perfecto, si restaban nuevas especies de animales por formar, mayormente animales perfectos, y de no menor excelencia que esos otros conocidos.

De cualquier forma, Acosta ya no fue más lejos y se mantuvo dentro de la ortodoxia dispersionista del *Génesis*:

> Todos los animales salieron del arca, pero por instinto natural y providencia del cielo, diversos géneros se fueron a diversas regiones, y en algunas de ellas se hallaron tan bien que no quisieron salir de ellas, o si salieron no se conservaron, o por tiempo vinieron a fenecer, como sucede en muchas cosas. Y si bien se mira ésto, no es caso propio de Indias, sino de muchas otras regiones y provincias de Asia, Europa y África, de las cuales se lee haber en ellas castas de animales que no se hallan en otras, y si se hallan, se sabe haber sido llevadas allí.

Si bien la explicación de Acosta sobre la distribución orgánica es básicamente ecológica, ya se manifiesta una idea importante: el reconocimiento de que en diferentes partes del orbe se encuentran especies propias y exclusivas. A partir del siglo XVI y como resultado de los hallazgos de los viajes transoceánicos, se volvió cada vez más clara la existencia de diferencias regionales en la distribución de plantas y animales. Ello implicó percatarse de un hecho que ha sido trascendental para el desarrollo de la biogeografía: la distribución espacial de la biota no ocurre de manera azarosa. La idea de la dispersión original a partir del Ararat se iba haciendo cada vez más problemática. Dos fueron los puntos específicos de controversia: 1) aclarar si las semejanzas entre diferentes especies de la localidad se debían a una misma historia o bien a que se desarrollaban bajo las mismas condiciones ambientales, y 2) resolver si las distribuciones disyuntas se explicaban por creaciones múltiples, por separación secundaria de áreas previamente continuas, o bien por dispersión desde lugares remotos (Mayr, 1982).

Todavía en la segunda mitad del siglo XVIII, la leyenda del diluvio persistió en un esquema que elaboró Linneo para explicar la distribución de la flora (Llorente *et al.*, 2000). De acuerdo con su formación religiosa, el naturalista sueco, lo mismo que otros naturalistas coetáneos, vio a la naturaleza como un segundo libro de la Revelación, sólo inferior en importancia a la propia *Biblia*. Bajo esta visión, la naturaleza se concibe metafóricamente como una obra escrita por Dios, que si se sabe interpretar adecuadamente, revelará los designios de la Providencia (Eiseley, 1978). La versión linneana del Edén consistía en una altísima montaña situada en latitudes tropicales que abarcaba toda la tierra emergida, rodeada por un inmenso océano. En esa montaña-isla se originaron todas las criaturas vivientes, incluida la especie humana:

> En las primeras edades del mundo, los continentes permanecían sumergidos bajo el mar, una sola isla en medio de ese inmenso océano. Allí, todos los animales vivían con holgura y todas las plantas crecían abundantemente [en Nelson y Platnick, 1981, traducido del inglés; Lyell (1832) citó parte de la frase original en latín, tomada de la obra de Linneo, *Oratio de telluris habitabilis incremento*, de 1744: *In quá comodè habitaverint animalia omnia, et vegetabilia laetè germinaverint.*]

A medida que las aguas se retrajeron, los distintos organismos fueron bajando hasta ocupar la franja altitudinal en la que encontraban las condiciones adecuadas a su existencia. La creación, podría decirse, siguió un gradiente de distribución altitudinal.

La versión linneana del paraíso tiene algunas diferencias con el relato del *Génesis*. En primer lugar, no hay referencia directa al arca de Noé. Linneo aborrecía la idea de un Dios omnipotente que ensayaba creaciones defectuosas para después destruirlas. En segundo, es más parsimoniosa, ya que se hace coincidir espacialmente el centro de origen con el centro de dispersión (Llorente *et al.*, 2000).

Johann Gmelin, discípulo de Linneo, viajó a las regiones árticas y contribuyó a enriquecer la colección florística de Upsala. Sin complicarse demasiado, sugirió la existencia no de uno, sino de varios centros de creación repartidos a lo largo del mundo (Browne, 1983), y sobre esta idea básica se desarrollaron una serie de variaciones; desde discutir si las creaciones habían sido al mismo tiempo o en diferentes tiempos (sincronía o alocronía), o si habían iniciado a partir de una sola pareja o de poblaciones enteras (relicto monotípico o partición poblacional).

La ley de Buffon

No obstante, frente a la preeminencia de la explicación de la distribución orgánica por las condiciones que hoy llamamos ecológicas, presente desde Acosta hasta Linneo, se fue desarrollando otra explicación que apelaba a causas históricas.

En Francia, el conde de Buffon mantenía diferencias marcadas con Linneo, de quien criticaba su sistema de clasificación por considerarlo superficial, de modo que propuso una clasificación 'práctica' de los animales con base en su distribución y su lugar de origen. Si bien al principio había compartido la opinión generalizada en su tiempo de que cada fauna era el producto de la región que habitaba, afirmando que: "La tierra forma a las plantas; la tierra y las plantas forman a los animales." (en Nelson, 1978), abandonó después ese determinismo ecológico. Cuando comparó a los mamíferos del Viejo y del Nuevo Mundo, llegó a una conclusión que ya había atisbado dos siglos antes Acosta: "Ninguna especie de la zona tórrida de un continente se encuentra en el otro." A partir de entonces, este hecho empírico se fue generalizando. Ya en la primera mitad del siglo XIX se había extendido desde los mamíferos hasta las aves, reptiles, insectos y plantas, y podía aplicarse no sólo a las especies del Viejo y del Nuevo Mundo, sino a las de cualquier región de la Tierra separada por alguna barrera (Papavero *et al.*, 2000).

Con el fitogeógrafo suizo Augustin Pyramus de Candolle, el principio de Buffon alcanzó un mayor nivel de abstracción, como Humboldt también lo aceptó. De Candolle reconoció explícitamente que los factores físicos no agotan por sí solos la explicación de la distribución orgánica; pues además existen causas primarias desconocidas. Deslindó claramente el efecto de las condiciones físicas sobre la distribución de los organismos respecto a las causas históricas. Las 20 grandes regiones fitogeográficas que propuso De Candolle, definidas por el carácter endémico de su flora, no se explican en términos de sus *estaciones*, es decir, de sus condiciones físicas. El hecho empírico de que en la misma franja latitudinal de distintos continentes haya especies diferentes, a pesar de que las condiciones físicas sean básicamente las mismas, refuta una explicación puramente ecológica. Las *habitaciones*, es decir, las diferentes regiones florísticas en que puede dividirse la superficie terrestre, caracterizadas por una composición biótica particular y específica, se explican en términos de causas históricas. Surgen así los conceptos de *flora, fauna y áreas de endemismo*, que implican conjuntos integrados de especies (Browne, 1983), no simples agregados azarosos, y que suponen una historia compartida entre la Tierra y su biota. Desde entonces la biogeografía histórica se convierte en el estudio de las causas de ese patrón general: las regiones biogeográficas. A continuación se tratará sobre la explicación particular que elaboró la biogeografía dispersionista sobre este patrón.

La biogeografía evolutiva: desde Lyell hasta Wallace

En *El origen de las especies* se dedican dos capítulos del libro al análisis de la distribución orgánica; resulta claro que la intención principal fue tomar los hechos de distribución como un argumento más a favor de la teoría de la descendencia con modificación. La conclusión general de estos dos capítulos es que la distribución espacial de los organismos es congruente desde una perspectiva evolutiva, mientras que resulta caprichosa desde una perspectiva creacionista.

Darwin, al igual que Lyell (quien a su vez conocía el trabajo de De Candolle), reconoció claramente que la intervención de causas históricas era la explicación del principal patrón de la distribución orgánica, es decir, la división de la biota terrestre en regiones de endemismo. Darwin (1859) atribuyó este patrón a episodios de dispersión a gran distancia ocurridos en el pasado:

> all the grand leading facts of geographical distribution are explicable on the theory of migration, together with subsequent modification and the multiplication of new forms. We can thus understand the high importance of barriers, whether of land or water, in not only separating, but in apparently forming the several zoological and botanical provinces.

Darwin consideró que la hipótesis alternativa que apelaba a grandes cambios continentales para explicar las relaciones bióticas estrechas entre áreas ampliamente separadas carecía de evidencia empírica, de modo que se decidió por un modelo inmovilista de la superficie terrestre, según el cual la disposición de tierras y mares había permanecido esencialmente constante a través del tiempo. Aceptó en cambio que habían ocurrido oscilaciones importantes en el nivel del mar, que en algunos casos permitieron la aparición de corredores entre islas y continentes durante los períodos glaciares, a través de los cuales se dio el tránsito de especies vegetales y animales. Las teorías de enormes puentes intercontinentales y creaciones múltiples (politopismo) fueron explicaciones que Darwin rechazó, a favor del monotopismo y dispersión subsecuente.

La teoría biogeográfica de Darwin implica que los taxones siempre son más recientes que los lugares que habitan, es decir, la superficie terrestre se concibe como un contenedor estático, un espacio absoluto en el que han ocurrido multitud de movimientos de organismos desde el pasado remoto. Después de que los organismos logran alcanzar un área (vacía o con organismos más 'débiles') y son capaces de colonizarla, estableciéndose en ella, se modifican durante el transcurso del tiempo, formándose así las distintas áreas de endemismo.

El atribuir a la dispersión la causa del patrón general de la distribución orgánica implicó un giro importante respecto a explicaciones anteriores. Hay que destacar que Augustin De Candolle y Charles Lyell nunca le concedieron mayor importancia a la dispersión, a no ser para explicar los casos relativamente raros de grupos con distribución cosmopolita, que eran las excepciones de la ley de Buffon. La existencia de regiones con identidad biótica propia fue uno de los temas centrales en la explicación biogeográfica que desarrolló Lyell (1832: 67):

> ... that each separate region of the globe, both of the land and water, is occupied by distinct groups of species, and that most of exceptions to this general rule may be referred to disseminating causes now in operation, is eminently calculated to excite curiosity, and to estimulate us to seek some hypothesis respecting the first introduction of species which may be reconciliable with such phenomena.

Luego de hacer una amplia y exhaustiva revisión de los diversos medios y mecanismos mediante los cuales se difunden o diseminan las especies (antecediendo lo que con tan marcada semejanza haría Darwin en *El Origen*...), lo que genera la admiración de Lyell no es la gran capacidad dispersoria de los organismos, sino que a pesar de ello permanezca casi incólume la regla general de la marcada división de la superficie terrestre en regiones biogeográficas, en vez de una posible mezcla heterogénea de especies, lo que se esperaría como resultado de las dispersiones aleatorias (Lyell, 1832: 81).

> The machinery before adverted to is so capable of disseminating seeds over almost unbounded spaces, that were more intimately acquainted with the economy of nature, we might probably explain all the instances which occur of the aberration of plant to great distances from their native countries. The real difficulty which must present itself to every one who contemplates the present geographical distribution of species, is the small number of exceptions to the rule of the non-intermixture of different groups of plants. Why have not, supposing them to have been ever so distinct originally, become more blended and confounded together in the lapse of ages?

Entonces fue con Darwin con quien se fundó el núcleo de la concepción biogeográfica dispersionista: *preeminencia de dispersiones aleatorias sobre una geografía estable*. Esta tesis la desarrollaría con mayor amplitud Alfred R. Wallace, después de 1855, al postular a la selección natural como proceso causal. Su tesis central afirmaba que las especies dominantes, con mayor capacidad competitiva, surgieron en algunos centros de origen norteños a través de la lucha por la existencia, y desde allí se expandieron de manera dominante por toda la Tierra.

Es fácil percatarse de la gran similitud que existe entre los pasajes del Génesis y el modelo dispersionista de Darwin y Wallace. Al respecto, Nelson (1984), uno de los principales proponentes de la teoría de la vicarianza, ha señalado que, en ambos casos, la noción de centro de origen tuvo su raíz en el mito de la creación más que en datos empíricos. No obstante debe reconocerse que en lingüística, antropología cultural, origen de razas humanas y otros temas humanísticos de la prehistoria europea, se acepta una hipótesis dispersionista, análoga al mito de Babel, también bíblico y similar al mito de Ararat. Incluso se propuso un relicto monoboreal para explicar el origen de los pueblos indoeuropeos, desde donde se supone que se dispersaron mediante oleadas sucesivas (Bernárdez, 1999).

Al igual que a las faunas dominantes a las que apelaban, las ideas darwiniano-wallaceanas terminaron por desplazar a las ideas rivales. Joseph Hooker, que viajó como botánico en la expedición de las naves *Erebus* y *Terror*, y a quien se le ha atribuido marcar el inicio de la biogeografía histórica causal (Brundin, 1988), luego de llevar a cabo un amplio estudio taxonómico de las floras de las tierras australes, planteó que existía una clara afinidad geográfico-histórica entre ellas. Encontró que había una relación más estrecha entre las floras de Australia, Sudamérica y Sudáfrica, que entre cualquiera de ellas y las floras norteñas. Después de considerar los posibles mecanismos de dispersión, quedó convencido de que la dispersión no era la causa de tales relaciones. De ello dedujo que había ocurrido una disyunción primaria latitudinal, que separó las floras de los hemisferios septentrional y austral, seguida de separaciones entre las tierras sureñas. Hooker sugirió que las distribuciones disyuntas de grupos vegetales meridionales podían explicarse muy bien por separación de los continentes. Wallace (1876) rebatió vigorosamente esta idea, afirmando que cada una de las floras sureñas derivaba de dispersiones independientes de razas dominantes que procedían del norte. Ello implicaba que las relaciones florísticas eran más estrechas en un sentido norte-sur que en un sentido latitudinal, y que las afinidades entre las floras sureñas que había encontrado Hooker sólo eran casuales, mientras que mantenían verdaderas relaciones genéticas con sus contrapartes norteñas.

Colonialismo y dispersionismo

El dispersionismo, como modelo de investigación en biogeografía histórica, surgió en pleno auge del Imperio Británico, durante un período de fuerte dominancia y expansión colonialista. No es casual, como ha hecho notar Craw (1992), que algunos de los términos adoptados por la biogeografía provengan del argot militar. 'Región', por ejemplo, proviene del término latín *regere*, que significa mandar o reinar; 'provincia' deriva de la palabra latina *vincere*, que significa conquistar, y se refería originalmente a un territorio conquistado por el Imperio Romano; aunque tales términos también provienen de la agrimensura latina. En el siglo XVIII, el naturalista alemán Johann Reinhold Forster, quien acompañó al capitán Cook en su segundo viaje de exploración a los mares del sur, atribuía la miseria moral y material de los habitanres del extremo sur de América a un enfriamiento desigual de la superficie terrestre. El conde de Buffon, en su *Histoire naturelle*, veía en el menor tamaño de los cuadrúpedos del Nuevo Mundo una evidencia de su degeneración, que tenía como causa posible el bajo nivel cultural de los aborígenes, quienes al no domesticar a sus animales, no los habían fortalecido. La empresa de cartografiar el mundo, así como el reconocimiento de sus recursos naturales a través de expediciones célebres, como las del *Resolution* y *Adventure* o la del *Beagle*, llevaba un trasfondo ideológico implícito: el penetrar regiones vírgenes y delimitarlas con precisión, para poder así separar lo salvaje de lo habitable, lo primitivo de lo avanzado, lo incivilizado de lo civilizado.

Subyacente a los mapas delineados por los súbditos de la corona y de las rutas de dispersión seguidas por sus navíos, se esconde una profunda carga ideológica, en la cual la ciencia sirvió como un instrumento legitimador del colonialismo imperial. La mentalidad expansionista se manifestó variadamente y su retórica está adornada con frases que bien podrían incluirse en una antología de la arrogancia:

> El método más adecuado y productivo para colectar escarabajos es aclarar los bosques de Auckland (Capitán Broun, entomólogo y primer gobernador de Nueva Zelanda (Craw, 1992).

> Las producciones de la Gran Bretaña se sitúan mucho más alto en la escala del ser que las de Nueva Zelanda... las producciones orgánicas de Nueva Zelanda ahora están cediendo ante las legiones de plantas y animales introducidos de Europa. (Charles Darwin, en Craw, 1992).

> Si aceptamos la configuración de la Tierra como permanente, una dispersión continua y progresiva de las especies del centro a la circunferencia, es decir, hacia el sur, parece inevitable. Si un observador se colocara en algún punto en el Canal de San Jorge, desde el que fuera visible una mitad del globo, vería la mayor cantidad posible de tierra extendiéndose bajo la forma de una especie de figura estrellada. La supremacía marítima de la raza inglesa quizá ha fluido desde la posición central de su morada. El que tal disposición haya facilitado una migración centrífuga de organismos terrestres es obvio de cualquier manera, y las condiciones climáticas que operan desde el polo suministrarían medios efectivos de propulsión. (Thiselton-Dyer, en Nelson, 1978).

En síntesis, durante el período al que Nelson y Platnick (1984) denominaron 'wallaceano', iniciado desde la publicación de *El origen de las especies* y que dominó por un lapso de cien años, la biogeografía histórica se propuso como programa de investigación el descubrir los centros de origen norteños y las rutas de dispersión hacia el sur de los distintos grupos vegetales y animales dominantes.

Dentro de la tradición darwiniano-wallaceana se distinguieron dos tipos de dispersión que podían explicar los casos de grupos con distribuciones disyuntas: 1) las dispersiones que consistían en la simple expansión de los individuos de una especie, sin barrera alguna de por medio, seguidas por la extinción de las poblaciones intermedias; los hallazgos paleontológicos ya generaban ejemplos y este proceso conducía al aislamiento entre poblaciones originalmente continuas, y 2) dispersiones aleatorias e improbables a través de barreras, que provocaban un aislamiento inmediato entre poblaciones. Debido a que cada vez más se descubrieron casos de distribuciones anómalas (como se denominaban entonces a las distribuciones disyuntas) (Jahn *et al.,* 1989), separadas por grandes extensiones oceánicas, y por ende no explicables en términos de procesos de expansión-extinción intermedia, con mayor frecuencia se recurrió a la dispersión improbable como explicación causal de la existencia de regiones de endemismo y de las distribuciones disyuntas (en las publicaciones también se les refiere como distribuciones alopátridas o vicariantes). De esta manera, la biogeografía histórica fundada por Darwin y Wallace se convirtió en una peculiar "ciencia de lo raro, lo misterioso, lo milagroso y lo improbable" (Nelson, 1978).

Sin embargo, los dispersionistas a menudo han recurrido a un razonamiento que ya había usado Lyell (1832): un caso de dispersionismo parece ser un suceso fortuito, ocasional e improbable si se considera de forma aislada; sin embargo, cuando se toman en cuenta lapsos de tiempo suficientemente extensos, la dispersión se convierte en un suceso prácticamente seguro (Simpson, 1952; Carlquist, 1974). Hay que recordar que Lyell fue el inventor y principal promotor del concepto de tiempo profundo (Gould, 1992), que concibe a la Tierra con un pasado inmenso, en el que los procesos geológicos se repiten en ciclos sin fin. En su visión, lo que a Lyell le sobraba era tiempo, lo mismo que a los biogeógrafos de la teoría sintética de la evolución.

La historia *whig* de la biogeografía dispersionista

Un lugar común entre los biogeógrafos neodarwinistas, también llamados evolucionistas (Zunino y Zullini, 1995), fue atribuir a Darwin el nacimiento de la biogeografía científica. Mayr (1982), por ejemplo, sostuvo que el estudio de la distribución orgánica trascendió su estadio exclusivamente descriptivo y se convirtió en investigación causal a partir de los capítulos sobre distribución orgánica de *El origen de las especies*. Darlington (1957) afirmó antes lo mismo; hizo ver a Darwin como el descubridor que por primera vez propuso que la distribución animal no podía explicarse simplemente en términos de clima y de las condiciones físicas locales, ignorando a autores anteriores, tales como Buffon, Humboldt y De Candolle. En el breve apartado que dedicó a la historia de la biogeografía (Darlington, 1957: 22), redujo todos los estudios predarwinianos sobre distribución a una simple búsqueda de 'centros de creación'. Le atribuyó a Sclater el mismo ingenuo propósito, quien así evitaba suposiciones que le parecían desmesuradas, como el paso de los indios norteamericanos a través del Estrecho de Bering o a la colonización de la Polinesia por extravíos ocasionales de balsas.

La verdadera biogeografía moderna, según esta versión *whig* de la historia de la biogeografía, nació con los trabajos de Darwin y de Wallace, quienes interpretaron la distribución orgánica desde una perspectiva evolucionista. Después de ellos, los biogeógrafos ya pudieron dedicarse básicamente a recopilar datos de distribución de los diversos grupos de plantas y animales, mientras que otros, sin entender a Darwin, malgastaron su tiempo moviendo continentes o suponiendo grandes puentes terrestres para explicar los patrones biogeográficos, sin considerar la evidencia ni la probabilidad. No se trataba, según aclaraba Darlington, de negar esas hipótesis *a priori*, pero tampoco se trataba de crear puentes sin evidencia, citando la ironía que hizo Darwin al referirse a los especuladores que postulaban puentes transcontinentales tan fácilmente como los panaderos cocinaban pasteles.

Darlington (1957: 22) criticó a autores que, como Gadow (1913), supusieron movimientos de los continentes más allá de la razón o la necesidad. En cambio, reconoció a Matthew con su trabajo *Climate and Evolution* (1915, reimpreso en 1939), quien, según él, contrarrestó a los zoogeógrafos irresponsables ¡que no se apegaban a los hechos! En su reducida y sesgada interpretación, la historia sólo le sirvió para justificar su propio enfoque. Con un juicio sumario, Darlington concluyó que lo que le correspondía hacer a la biogeografía era tomar a Darwin y Wallace como punto de partida, y agregar la geología y 'otras cosas' (sic) en proporciones convenientes para hacer crecer a la biogeografía. Sin el menor rigor histórico, simplemente hizo a un lado toda una tradición en estudios biogeográficos que desarrolló las ideas y conceptos básicos sobre la distribución orgánica mucho antes que Darwin, tradición cuyo *corpus* conceptual ya daba la posibilidad de interpretar la historia espacial de la vida en términos de relaciones genealógicas entre áreas o biotas (Llorente y Espinosa, 1991).

Otro aspecto que también influyó en la creencia extendida de que la biogeografía nació a partir de Darwin, es que desde que apareció su teoría de la evolución, el énfasis se puso sobre el estudio del proceso evolutivo, mientras que decayó el interés sobre los patrones que ha producido (Janvier, 1984). La sistemática y la biogeografía, que por antonomasia son las disciplinas que estudian los patrones a grandes escalas dentro de la diversidad orgánica, quedaron relegados a un segundo término, y si bien siguieron acumulando una cantidad importante de datos, tuvieron muy poco desarrollo teórico (Zunino y Zullini, 1995). El paradigma *centro de origen-dispersión* se convirtió en el modelo dominante para explicar el poblamiento de las diferentes áreas del mundo y permaneció esencialmente igual desde Darwin y Wallace hasta los principales biogéografos neodarwinistas, como Matthew, Simpson y Darlington.

El paleontólogo estadounidense especialista en vertebrados William D. Matthew (1915) desarrolló la teoría del holarticismo, según la cual el hemisferio meridional se fue poblando a partir de dispersiones provenientes del hemisferio boreal (Zunino y Zullini, 1995). Se le atribuye a Matthew el haber enfatizado la dimensión temporal en los estudios zoogeográficos, analizando con particular atención el efecto que tuvieron los cambios climáticos pasados sobre la distribución orgánica (Udvardy, 1969).

Matthew resumió (1915) su modelo de la siguiente manera:

1. Los cambios climáticos han sido un factor importante en la evolución de los vertebrados terrestres y la principal causa conocida de su distribución actual.

2. Las principales rutas de migración en las épocas geológicas recientes han radiado desde centros holárticos de dispersión.

3. No se requieren grandes cambios geográficos para explicar la distribución actual de los vertebrados terrestres, y la mayor parte de ellos no afecta la permanencia de los océanos, tal y como están definidos por los continentes actuales.

4. Las teorías de alternancia de climas húmedos y uniformes con climas secos y locales está en perfecta concordancia con el curso de la evolución de los vertebrados terrestres.

5. Los numerosos puentes continentales hipotéticos en las regiones tropicales y sureñas son improbables e innecesarios para explicar la distribución geográfica. Por el contrario, los hechos conocidos apuntan claramente hacia una permanencia general de los perfiles continentales durante las últimas épocas geológicas. Además, los miembros más recientes viven en el hábitat de origen.

Así, los centros de origen y radiación estarían en las masas terrestres circumpolares del norte. Es claro que el modelo de Matthew reafirma la posición permanentista de la tradición darwiniano-wallaceana, y añade como factor causal de la distribución al cambio climático. Matthew, al igual que Darwin y Wallace, rechazó tajantemente el recurso de los puentes intercontinentales para explicar las distribuciones de taxones estrechamente relacionados pero separados por grandes distancias. Registró numerosos casos de distribuciones disyuntas de organismos fósiles y concluyó que las formas que ocurrían en el hemisferio meridional eran los representantes especializados de formas ancestrales que habían surgido desde el Eoceno en las tierras norteñas.

Matthew adoptó la teoría de la isostasia, que postula un balance entre continentes y cuencas oceánicas.

Se da una alternancia entre períodos de invasiones marinas y emersiones de la tierra emergida, aunque las principales masas continentales han permanecido sin cambios sustanciales. Retomó la idea dispersionista de las balsas naturales, que se desprenden de las riberas continentales transportando ocasionalmente hembras grávidas de mamíferos colonizadores, para explicar las distribuciones disyuntas, negando con ello a los puentes intercontinentales.

Biogeografía neodarwinista

El procedimiento general de la biogeografía neodarwinista consiste en recuperar la historia del poblamiento de un área determinada; ejemplos de ello son los trabajos de Simpson (1964) –quien reconstruyó la historia del poblamiento de Sudamérica durante el Cenozoico, con base en la historia biogeográfica de los principales grupos de mamíferos–, o el de Lack (1947) –quien explicó la radiación adaptativa de los llamados 'pinzones' de Darwin–, por saltos desde el continente al archipiélago de las Galápagos. También los trabajos de Reig (1962) y Halffter (1961, 1976) pueden inscribirse en esta tradición biogeográfica. Al dispersionismo le interesa entonces reconstruir historias particulares de dispersión, con sucesivas integraciones de biota proveniente de otras áreas en distintos tiempos (invasiones alocrónicas). Darlington (1957) afirmó explícitamente que es tan importante analizar casos particulares como compararlos; así, el rumbo que toma este enfoque es preponderantemente casuístico.

Las premisas básicas del Dispersionismo son que cada taxón nace en un centro de origen y tiene una historia propia de dispersión, dada por una combinación de azar y capacidades dispersorias particulares del taxón, por lo que pierde sentido el investigar los patrones generales de distribución. La especiación tiene una causa precisa: es la respuesta adaptativa de una población local a las presiones selectivas del ambiente. Al nacimiento de una nueva especie, mejor adaptada a las condiciones locales, sigue el establecimiento de las interacciones competitivas con la especie madre, que en general está menos adaptada. Esas interacciones por lo regular provocan la ocupación del área original por parte de la especie hija y el desplazamiento de la especie madre a la periferia. Así se concibe al centro de origen de grupos supraespecíficos como el área donde se forman nuevas especies, que va creciendo a medida que se originan especies mejor adaptadas dentro del grupo. Esta expansión ocurre en función de la vagilidad total de la especie, que es la suma de sus medios característicos de dispersión, tanto activos como pasivos.

La biogeografía evolucionista desarrolló una serie de criterios para localizar los centros de origen de los diversos grupos. Estos criterios los resumió y analizó críticamente Cain (1944), mostrando sus inconsistencias; sin embargo, siguieron empleándose profusamente en la literatura dispersionista. Entre los criterios principales que se han usado para localizar centros de origen, podrían citarse los siguientes (Bueno y Llorente, 1991):

1. *Área de máxima diferenciación de un tipo.* El centro de origen corresponde al área en la cual se presenta la máxima diversificación taxonómica y/o la máxima diversificación ecológica. Se basa en la suposición de que hay un incremento de la diversidad en función del tiempo, de modo que el área más antigua, que sería el centro donde se originó el taxón, es la que tiene mayor diversidad. Si bien el razonamiento parece lógico, carece de fundamentos teóricos y empíricos. Siempre cabe la posibilidad de que el área con mayor riqueza corresponda a un centro secundario de diversificación. Un caso conocido es el de las especies de drosófilas que habitan las islas del archipiélago de Hawai. El área total del archipiélago es de apenas unos 16,000 km^2, sin embargo alberga aproximadamente 500 especies de drosofílidos, número que representa una tercera parte de todas las especies del mundo. Es claro que si el archipiélago tiene un origen geológico más o menos reciente (Oligoceno-Mioceno), las especies de drosófilas endémicas del archipiélago hawaiano son resultado de un

proceso de diversificación amplia a partir de dispersiones continentales (Carson *et al.*, 1970), por lo que sería absurdo tomar como centro de origen al archipiélago.

2. *Área de mayor abundancia o dominacia de individuos.* Es el área donde la especie alcanza su máxima reproducción o su mejor establecimiento. La identificación de esta área con el centro de origen se basa en una suposición gratuita. Resulta lógico pensar que la mayor densidad de individuos de una especie ocurre en el centro de su área de distribución y que decrece hacia la periferia debido a que en el centro hay un mejor acoplamiento entre los requerimientos de la especie y las condiciones ecológicas, mientras que en los márgenes los individuos se ven sometidos a condiciones extremas. Además, también hay casos de especies que tienen una densidad homogénea en toda su área de distribución. Por tanto, el criterio de dominancia y densidad se explicaría simplemente por causas ecológicas.

3. *El centro de origen corresponde al área donde se encuentra la especie más reciente (más diferenciada) del grupo.* Se basa igual que la anterior, en suponer que las especies más recientes desplazan a las menos evolucionadas hacia la periferia del área de distribución. Al igual que el criterio previo, supone *a priori* que no han ocurrido cambios climáticos que pudieran provocar la extinción o el establecimiento de poblaciones ancestrales o descendientes, lo cual invalidaría ese razonamiento simplista.

4. *El centro de origen se localiza por el fósil más antiguo del grupo.* El problema con este criterio es que no hay forma de saber que un fósil es el más antiguo del grupo, ni conocer hasta donde se extendía su área de distribución, a menos que se tuviera la certeza de tener un registro fósil exhaustivo del grupo, asunto por demás utópico.

5. *El centro de origen corresponde al área que alberga el mayor número de fósiles de un grupo.* Valen para este criterio las mismas críticas que para el anterior. No hay razón para suponer que la variedad de fósiles conocidos tenga que coincidir con el área de origen.

6. *El centro de origen de un grupo corresponde al área donde se encuentra la especie con mayor número de caracteres plesiomórficos.* Este criterio es exactamente opuesto al segundo, además de que ambos son igualmente apriorísticos; es un criterio que se basa en la regla de la progresión corológica y especiación peripátrida (Brundin, 1988).

7. *Área donde se localizan los individuos de tamaño máximo.* Desde el siglo pasado, Allen (1892) enunció una serie de mal llamadas 'leyes' que pretendían explicar la evolución de las especies de acuerdo con la influencia climática. Con base en ellas, se esperaría que el máximo desarrollo físico de los individuos de una especie ocurriera en donde las condiciones físicas son las más adecuadas. Según la misma lógica, las especies de mayor tamaño de un taxón indicarían el centro de origen del taxón. De acuerdo con la disminución del tamaño corporal que encontró en diversas especies de aves y mamíferos a lo largo de un gradiente norte-sur, Allen (1892) concluyó que el hemisferio septentrional era el área de origen de varios grupos. Sin embargo, Cain (1944) hizo notar que aun aceptando que las relaciones entre tamaño corporal y clima sean correctas, no existe ninguna relación absoluta entre tamaño corporal y centro de origen. Casos que refutan la tesis de Allen son los de muchas especies de plantas y animales habitantes de islas oceánicas que presentan un mayor tamaño que sus parientes continentales (gigantismo en islas); sin embargo, sería absurdo aceptar que el lugar de origen del linaje son las islas. Más bien se esperaría que migraron de los continentes, y que su mayor tamaño en las islas se debe a las condiciones ecológicas favorables que encontraron y a la ausencia de competidores. Por ello Cain concluyó que el tamaño corporal no es un criterio confiable para determinar centros de origen ni de dispersión.

8. *Estabilidad en la productividad de cultivos.* Hyde (1898) afirmó que la producción de un cultivo, independientemente de que fuera alta o baja, tendería a ser más estable en el área de origen de la

planta cultivada. Por el contrario, la variación en la producción aumentaría a medida que las áreas se alejaran del centro de origen. Sin embargo, la estabilidad en la productividad simplemente podría explicarse por la estabilidad de las condiciones climáticas, por lo que identificar las áreas de productividad más estables con centros de origen resulta forzado.

9. *Dirección indicada por las afinidades geográficas.* En cualquier región pueden encontrarse especies extrañas que son comunes en áreas lejanas. Tiene sentido suponer que tales especies habrían provenido del área lejana, que sería su centro de origen. Por ejemplo, puede suponerse que las especies de cactos que se presentan como epífitas en los bosques tropicales arribaron desde regiones desérticas. Sería más improbable la historia inversa, es decir, que se originaron en regiones cálido-húmedas y después alcanzaron el desierto. Sin embargo, también puede haber casos en los que el área principal de distribución sea derivada, mientras que las áreas menores sean relictuales.

En la bibliografía biogeográfica se pueden encontrar más criterios; Cain (1944) citó que había hallado 13. Él reconoció que en general se habían empleado de forma un tanto vaga y acrítica, y lo que era más grave, que había criterios contradictorios entre sí. Aunque se percató de que las distribuciones disyuntas presentan modelos duplicados, y en general no explicables por puro azar, su trabajo sigue siendo básicamente dispersionista, enfocándose a describir aspectos corológicos. Así, por ejemplo, llegó a la conclusión de que el tamaño y los límites de las áreas de distribución de los diferentes taxones, principalmente se explican por sus capacidades dispersorias particulares.

El segundo paso metodológico dentro del protocolo dispersionista es el de establecer las rutas que han seguido los taxones hasta alcanzar su distribución actual. Como cada grupo se ha dispersado independientemente de otros, los patrones distribucionales se convierten en el resultado de procesos que en esencia son azarosos, que ocurren en función de las capacidades dispersorias de los organismos, de las periodicidades de corrientes marinas y vientos, y de la eventualidad de que alcancen áreas que tengan las condiciones adecuadas a sus particulares modos de vida, esto es, de que tengan colonización y arraigo exitosos (Udvardy, 1969). Con hipótesis sobre centros de origen y rutas de dispersión, los biogeógrafos de la tradición dispersionista pudieron elaborar historias particulares sobre cómo había ocurrido el poblamiento de las áreas por los diferentes taxones, incluidos los numerosos casos de distribuciones disyuntas. La reconstrucción de rutas dispersorias tuvo una restricción hasta antes de la aceptación generalizada de la teoría de la deriva continental y de la tectónica de placas, que era el suponer una geografía estable. Los biogeógrafos dispersionistas siguieron con la concepción inmovilista de la Tierra defendida por Darwin y sólo aceptaron cambios en el nivel del mar. Se admitía que durante los períodos en que el agua se concentraba como hielo en los polos, podían quedar al descubierto corredores de islas que facilitaban la dispersión. Simpson (1940, 1964) distinguió tres diferentes tipos de rutas para el intercambio de elementos entre biotas distintas: los corredores, los filtros y las rutas aleatorias, definidos según el grado de resistencia que ofrecían las barreras a la dispersión. Sin embargo, a excepción de la escuela puente-continentalista o extensionista, representada por autores como Schuchert (1935) o más recientemente por Termier y Termier (1960), los biogeógrafos neodarwinistas rechazaron sistemáticamente las teorías e hipótesis que postularon grandes y extensos puentes transcontinentales. Fuera de esta restricción, había una gama de alternativas para proponer rutas dispersorias en los casos de distribuciones disyuntas, y si alguna nueva evidencia geológica o paleoclimática contradecía la ruta propuesta para explicar un caso particular de distribución disyunta, quedaba abierto el recurso de proponer otra que diera el mismo resultado.

Briggs (1984) es uno de los autores relativamente recientes que persistió en sostener un enfoque netamente dispersionista; él defendió con vigor la pertinencia de investigar centros de origen, a pesar de las críticas acervas que le han argumentado a este concepto las escuelas vicariancista y panbiogeográfica, ambas de corte contemporáneo. Este autor afirmó que la evidencia sobre frecuentes casos de migración en un solo sentido, que interpreta como expansiones de faunas dominantes, son irrebatibles (Briggs, 1974). Redefinió a los centros de origen como áreas en las que ha ocurrido la mayor parte –no necesariamente la primera– de la historia evolutiva de un grupo, empleando como sinónimo de centro de origen las expresiones 'centro evolutivo' y 'centro de radiación evolutiva'.

Hay dos particularidades destacables en esta reformulación del concepto. Primeramente se desecha la idea de centro de origen como un área puntual, de tamaño reducido, y además, se centra ahora no tanto sobre el área en la que surgieron originalmente los grupos, sino en la que han ocurrido los cambios evolutivos más importantes. De esta manera, se hace una clara distinción conceptual entre el área de origen y el área de diversificación, diferenciación o evolución. No puede asumirse *a priori* que los centros de dispersión coincidan con los centros de origen, ya que durante la evolución se pueden separar considerablemente en tiempo y espacio. Es por ello que para autores dispersionistas como De Latin (1957) y Müller (1973), tiene más sentido localizar centros de dispersión que de origen. El criterio operativo que propuso Müller para localizar tales centros de dispersión fue el solapamiento de un número inusualmente grande de áreas de taxones particulares, que forman así lo que este autor denomina *áreas de congruencia* o *áreas núcleo*, que representan entidades biogeográficas más objetivas que las unidades biogeográficas (regiones, provincias, subprovincias, etc.) definidas con base en un solo grupo, por lo regular aves o mamíferos. No deja de llamar la atención que desde el punto de vista operativo, este criterio es el mismo que se propuso en la bibliografía cladista para definir áreas de endemismo; en esencia es un fundamento para el descubrimiento de patrones: la concordancia, la coherencia, la repetición y la recurrencia. De acuerdo con Müller (1973), el procedimiento para delimitar áreas núcleo debe considerar los siguientes aspectos:

1. El que haya un solapamiento sustancial entre dos o más especies. Ello no implica que la coincidencia entre las áreas de las especies analizadas sea exacta a todas las escalas; sin embargo, la condición básica es que haya una simpatría extensa.

2. Desechar del análisis las especies cuyo estatus taxonómico sea dudoso.

3. Las áreas de las especies que se elijan para el análisis deben ser comparativamente pequeñas en relación con la región global bajo análisis.

4. El conocimiento sobre la distribución de las especies analizadas debe ser completo, de modo que conozcan con cierto grado de confiabilidad los límites de distribución.

Desde la perspectiva cladista, Platnick (1991) propuso que un área de endemismo requiere límites de distribución congruentes para dos o más especies, y que al menos debe haber cierto grado de simpatría. Morrone *et al.* (1994) emplearon estos criterios para hipotetizar relaciones entre áreas del Dominio Subantártico, con base en el análisis cladista de especies de coleópteros curculiónidos.

Briggs (1984) hizo una amplia revisión de bibliografía biogeográfica, centrándose en particular sobre datos paleontológicos y taxonómicos, y a partir de ellos ubicó un conjunto de centros de origen en los ambientes terrestres y acuáticos principales. Encontró un patrón recurrente para los organismos marinos, en el que las especies más 'avanzadas' se presentan en los mares tropicales del Pacífico Indo-occidental, mientras que las más primitivas se distribuyen en las zonas más templadas de la periferia. De allí concluyó que la plataforma marina de las Indias Orientales ha sido el centro evolutivo más importante de los ambientes oceánicos. Aún más, el desplazamiento de formas arcaicas hacia la periferia no sólo ha ocurrido latitudinalmente, sino también en un sentido vertical, de forma que a medida que aumenta la profundidad del océano, van desapareciendo grupos más avanzados, que son sustituidos por formas más primitivas (*v. gr.*, moluscos segmentados como *Neopillina*, crinoideos pedunculados, arquegasterópodos, paleoconchas, pelecípodos protobranquios, equinodermos primitivos y subórdenes arcaicos de isópodos y pogonóforos). Este mismo patrón, con taxones avanzados-especializados en centros tropicales, y taxones primitivos-arcaicos en la periferia, también lo encontró en los ambientes terrícolas y dulceacuícolas para una variada gama de grupos, incluidos peces, gasterópodos, equinodermos, corales, mangles, pastos marinos y foraminíferos. A medida que aumenta la latitud, se incrementa la edad de los géneros. Excepcionalmente hay grupos que se apartan del esquema. Las salamandras, por ejemplo, resultaron tener su centro de diversificación en un área templada de Norte América; Duellman (1999) recientemente editó un análisis extenso sobre los patrones de distribución en anuros a nivel mundial.

De esta forma la tradición dispersionista elabora un esquema global sobre la distribución orgánica, que se explica por ciclos de surgimiento y expansión de grupos dominantes, que desplazan a grupos anteriores de menor capacidad competitiva. A su vez, los nuevos grupos dominantes terminarán siendo desplazados por otros mejor adaptados a las circunstancias de su tiempo, como las oleadas Kurgan en el origen de las civilizaciones indoeuropeas (Bernárdez, 1999). Hay sin embargo una diferencia en este esquema. Mientras que Matthew (1915) sostuvo que las regiones templadas del norte eran las principales áreas de origen y dispersión de los vertebrados terrestres, debido a las condiciones climáticas variables, Darlington (1957) y Briggs (1984) localizaron a las principales áreas de evolución en los trópicos del Viejo Mundo. Entre mayor sea el área y las condiciones climáticas sean más favorables, las poblaciones serán mayores y la evolución ocurrirá con mayor intensidad. La región oriental tropical es la que cubre estos requisitos y probablemente ha sido la de mayor importancia evolutiva, de acuerdo con el esquema dispersionista.

En cierto sentido, el trabajo de revisión de Briggs (1984) sobre centros de origen viene a ser una amplia argumentación en contra de la regla de la progresión de Hennig (1968), según la cual: los nuevos grupos se desplazan hacia la periferia, mientras que los más arcaicos permanecen en el centro de origen. El dipterólogo alemán Willi Hennig, quien revolucionó la taxonomía con su método filogenético (genealógico), parte de la idea de que existe una estrecha vinculación entre las relaciones filogenéticas y las relaciones espaciales de los taxones (Hennig, 1968):

> Las relaciones espaciales de los organismos coadyuvan a la determinación de las relaciones filogenéticas, allí donde no basta el método morfológico.

El enfoque que desarrolló, la llamada biogeografía filogenética, entiende a la distribución espacial como un criterio auxiliar para la sistemática filogenética. La relación entre cercanía filogenética y cercanía espacial es simple: entre más emparentados filogenéticamente estén los miembros de un taxón, habrá mayor precisión en la reconstrucción de sus áreas de distribución. Hennig empleó el término *Vikarianz* para referirse específicamente a aquellos casos en que ocurre un reemplazamiento espacial entre dos o más taxones que están más estrechamente relacionados entre sí de lo que cualquiera de ellos con respecto a otro taxón (Minaka, 1987).

Hennig reconoció en los fenómenos de vicarianza y de *Rassenkreisen* (anillos de razas) fenómenos de distribución especialmente apropiados para el ordenamiento sistemático de taxones de categorías taxonómicas de cualquier nivel. Él razonó así: dado que la especiación siempre va seguida de una progresión espacial, bajo ciertas circunstancias es posible determinar la dirección de series de transformación de caracteres. La forma en que la progresión corológica se relaciona con la progresión de caracteres puede apreciarse claramente en cierto tipo de *Rassenkreisen*, en los que la sucesión de formas vicariantes está ordenada de manera aproximadamente lineal. En esos casos, se ve que la remodelación de caracteres ocurre en una sola dirección. Aparece así un patrón escalonado de relaciones filogenéticas, en el que se van desprendiendo formas con caracteres cada vez más apomórficos (derivados). Por su parte, los procesos de vicarianza suministran indicios de grupos hermanos (los que están más estrechamente vinculados genealógicamente entre sí de lo que cualquiera de ellos lo estaría con otro grupo) para la sistemática filogenética. Si una serie de transformación de caracteres del tipo a_1, a_2, a_3, a_4, ..., en el que el estado de carácter a_1 es el más plesiomórfico (ancestral), se puede superponer a un patrón geográfico lineal, cabe la hipótesis de que el desarrollo de caracteres se ha producido en función de la expansión geográfica del grupo. Esto es lo que Hennig denominó *regla de la progresión*, que indica un paralelismo entre progresión morfológica y corológica. De acuerdo con ella, las especies que poseen los caracteres más primitivos se encuentran en el área ocupada más tempranamente, que puede así tomarse como el centro de origen del grupo (Figura 1). De acuerdo con las ideas de Matthew (1915) y Darlington (1957), la localización de centros de origen debería hacerse exactamente al revés, es decir, las especies más evolucionadas serían las que ocurrieran en el centro de origen, luego de haber desplazado a sus precedentes, con capacidad competitiva menor. Para Briggs (1974), la extravagante regla de la progresión sólo prevalece cuando: 1. se tergiversan los conceptos de 'primitivo' y 'derivado', confundiéndose un estado de carácter simple con uno primitivo (la evolución puede conducir eventualmente a la simplificación; la ocurrencia de formas simplificadas en el área de origen puede inducir a suponer erróneamente que éstas son las formas ancestrales, cuando en realidad resultan ser las más derivadas), y 2. en los casos de especies primitivas, que en vez de evitar la competencia migrando hacia la periferia, quedan como relictos en el centro de origen mediante un cambio de nicho.

Cracraft (1975) concedió que puede haber casos aislados de taxones primitivos con distribución periférica, aunque afirmó no haber hallado evidencia que sugiriera la generalidad de tal fenómeno en los patrones de distribución de los animales.

Vale hacer notar que el propio Hennig se había percatado de las limitaciones de la regla de la progresión. Reconoció que la relación entre la distribución geográfica de los caracteres de un grupo y su historia biogeográfica no es simple, por lo que no se puede asumir automáticamente que el área de distribución de la especie plesiomórfica de un grupo monofilético sea el área a partir de la cual se expandió otra especie apomórfica descendiente. Siempre queda abierta la posibilidad de que hayan ocurrido variados procesos (extinciones, migraciones, desplazamientos, expansiones, etc.) que invaliden las suposiciones de la regla de la progresión.

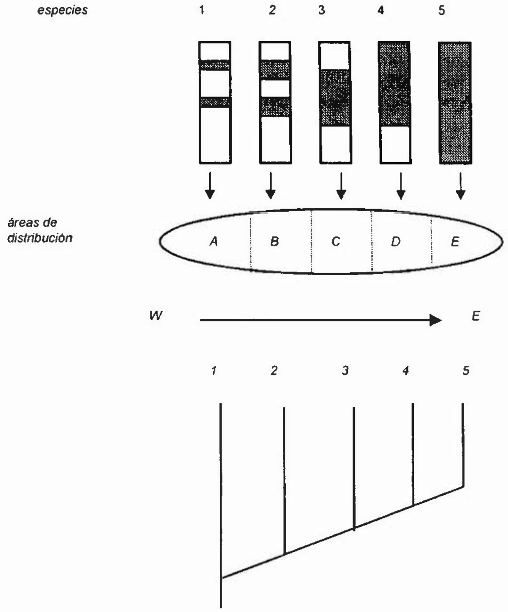

Figura 1. Regla de la Progresión. Los rectángulos representan 5 especies. Entre más oriental es su distribución, más apomórfico (derivado) y obscuro es su patrón de coloración. El cladograma representa las relaciones genealógicas de las especies. De acuerdo con la regla de la progresión, el centro de origen sería el área A (modificado de Hennig, 1968).

Cuando las ideas de Hennig comenzaron a difundirse, la regla de la progresión fue recibida entusiastamente por sus seguidores (Brundin, 1966; Ball, 1978). Sin embargo, durante el desarrollo posterior de la biogeografía filogenética, el principio cayó en desuso, básicamente porque además de no tener un claro sustento empírico, exigía muchos supuestos y a fin de cuentas era tan apriorística como el principio opuesto de Matthew y Darlington (Espinosa y Llorente, 1991).

En contraposición a las ideas de Hennig, Briggs (1984) sostuvo como tesis principal que existen numerosos grupos en los cuales los individuos que retienen el mayor número de caracteres primitivos son incapaces de competir con los miembros más especializados del grupo. Entonces, las formas arcaicas sólo pueden sobrevivir marginándose hacia la periferia del área de distribución del taxón. El resultado es que existen ciertas áreas geográficas situadas en latitudes bajas en las cuales se han desarrollado los órdenes y familias más avanzados de multitud de taxones. Tales áreas son de importancia primordial en el estudio de los patrones actuales de distribución de la biota, ya que han ejercido una poderosa influencia en la composición de la flora y la fauna de una amplia porción del mundo, actuando como centros de radiación evolutiva y de suministro de especies a otras áreas menos activas o menos efectivas en términos evolutivos.

Briggs (1984) ensayó una explicación sobre ese patrón. Su hipótesis es que los procesos de especiación que ocurren en el centro son diferentes de los que ocurren en la periferia. La formación de especies es afectada por el tamaño poblacional y la cantidad de variación genética. Los ritmos de especiación y de evolución entre las poblaciones grandes son más lentos que los de las poblaciones periféricas, las cuales están aisladas y son de menor tamaño (especiación peripátrida). Sin embargo, según él, los grupos surgidos de las poblaciones grandes son más exitosos, en el sentido de que producen linajes de manera continua y persistente.

Las críticas al Dispersionismo

A partir de las décadas de los setentas y los ochentas, con el surgimiento y diferenciación de los enfoques vicariancista y panbiogeográfico, la biogeografía dispersionista enfrentó críticas severas. Se sostuvo que el enfoque dispersionista era endeble epistemológicamente por dos razones: 1) su inconsistencia metodológica, y 2) su proclividad por recurrir a hipótesis *ad hoc*. Ya desde su mismo interior, el Dispersionismo había empezado a generar algunas autocríticas. Cain (1944), al referirse a la ambigüedad e inconsistencia que había en los criterios empleados para localizar centros de origen, lamentaba la pesada carga de hipótesis y supuestos que arrastraba el quehacer biogeográfico, lo cual atribuía a un abuso del razonamiento deductivo. Pero quizá podría decirse que el ataque frontal contra la biogeografía dispersionista se inició con la demoledora crítica que apareció en el trabajo de Croizat *et al.* (1974):

> Rechazamos el concepto darwiniano de centro de origen y su corolario, la dispersión de las especies, como modelo conceptual de aplicación general en la biogeografía histórica.

En ese mismo trabajo se destacó que la preocupación de los biogeógrafos neodarwinistas por reconstruir historias particulares de dispersión sólo había conducido a un confuso amasijo de creencias. Por ejemplo, Mayr (1946) había hecho una división de la avifauna de Norteamérica de acuerdo con sus presuntos centros de origen, y según afirmaba: "Entre las aves estrictamente terrestres, existen ocho familias tan ampliamente extendidas, que analizarlas en este momento resulta muy difícil."

A pesar de su propio decir, no tuvo reticencia para hacer afirmaciones ambiguas, como la de que las familias de caprimúlgidos y carpinteros bien habían podido originarse en el Nuevo Mundo, aunque: "el hecho de que sus parientes más cercanos (Jyngidae) sean exclusivos del Viejo Mundo, parece indicar lo contrario." (Mayr, 1946). Por razones similares, se vio obligado a desistir de intentar la localización de centros de origen de cerca del 30 % de las familias de aves de Norteamérica.

En Darlington (1957) se encuentra el mismo tono paradójico que en Mayr. En el capítulo que dedicó a la distribución de las aves, razonó que a pesar de ser el grupo mejor estudiado, todavía encontraba muy difícil de entender su distribución: "I still find the distribution of birds very hard to understand" (p. 226). Si bien admite que el patrón de las aves es claro, no deja de ser complejo, y los procesos que los han producido –la evolución y la dispersión– son muy difíciles de rastrear y entender. Atribuyó a ello el que los ornitólogos se hubieran interesado poco por estudiar las relaciones geográficas y los centros donde se originaron estos organismos. Explicó que la complejidad del arreglo geográfico de las aves se debía a los variados movimientos que han hecho muchas aves en muchas direcciones, lo que además ha provocado que ese patrón se esté reformando continuamente. Reconoció que si bien el lugar de origen de muchos grupos es evidente, no hay elementos suficientes para determinar el área de origen de otros tantos.

Después de leer a Mayr y a Darlington, parecería que la biogeografía dispersionista había llegado a un *impasse*. No había criterios claros para determinar los centros de origen, los patrones de distribución se consideraban muy complejos y, además, el propio Darlington (1957) reconoció que persistían muchos puntos de desacuerdo y contradicción en la clasificación de las aves. Aunque declaró su preferencia por la clasificación de Mayr y Amadon sobre la de Wetmore, porque proporcionaba más indicios sobre la dispersión, admitió que aspectos tales como el de cuáles familias y géneros debían reconocerse, o decidir en qué familias deberían ubicarse ciertos géneros y cómo se relacionaban las familias entre sí, eran preguntas que no se habían resuelto satisfactoriamente.

La ineficiencia del principio de la dispersión como proceso causal de la distribución es manifiesta en los trabajos de Darlington. Al igual que Mayr, tampoco pudo explicar siquiera la distribución de las aves, el grupo de vertebrados mejor conocido. Aunque Darlington reconoció que la capacidad de vuelo de este grupo afecta de manera crucial su distribución, no era suficiente para explicar por qué grupos como los crácidos, horneros y tucanes, entre otros, no habían podido alcanzar las Indias Occidentales desde Sudamérica, a pesar de que tienen cierta capacidad de vuelo y de que las barreras acuáticas que separan estas dos áreas es relativamente estrecha.

La aceptación de la teoría de la deriva continental sorprendentemente profundizó en algunos casos la confusión conceptual y metodológica del Dispersionismo. Wilson (1978), por ejemplo, afirmó que en grupos que han evolucionado en tiempos relativamente recientes, como las aves, no hay mucha dificultad para reconstruir las rutas de dispersión que siguieron hasta alcanzar su distribución actual en regiones biogeográficas, las cuales se corresponden claramente con los continentes actuales. En cambio, en los grupos más antiguos la situación se complica al romperse esa correspondencia debido al 'ruido' que introduce la deriva de los continentes. Dicho de otra manera, el poder explicativo del modelo dispersionista va decreciendo a medida que los grupos son más antiguos. Con ello resulta que la confirmación de un hecho tan importante como la deriva continental, en lugar de esclarecer la explicación sobre la distribución la confunde, pues para Wilson los patrones de distribución se van desdibujando cuando se retrocede en el tiempo.

A medida que se reconocieron evidencias en favor de la teoría sobre tectónica de placas y de la deriva continental y se apreció su capacidad de explicación y predicción, dejó de ser inconcebible la idea de grandes masas terrestres transportando biotas enteras por millares de kilómetros y a lo largo de extensos períodos geológicos. La escuela de la vicarianza (Croizat *et al.*, 1974; Nelson y Platnick, 1980, 1981; Nelson y Rosen, 1981) afirmó que la congruencia entre patrones vicariantes (es decir, la coincidencia geográfica de los patrones disyuntos que presentan grupos diversos), tiene como causa un proceso de vicariación (es decir, la fragmentación de poblaciones originalmente continuas, por efecto del surgimiento de una barrera), y no dispersiones independientes de los diversos grupos que hayan salvado la barrera. Dicho brevemente, la vicarianza sostiene que la causa de la especiación alopátrida generalizada es el cambio geológico y no la migración, pues los cambios tectónicos fragmentan biotas y las aíslan. También la panbiogeografía (Croizat, 1958, 1964) concibe a los patrones de distribución biótica como el resultado de la interacción entre dos procesos: el *inmovilismo* (la vicarianza) y el *movilismo* (la dispersión), de los cuales el primero tiene gran relevancia en la generación de patrones biogeográficos. No hay nada que quede al azar en la distribución espacial de los organismos. Siempre ha habido una estrecha correlación entre la historia de la vida y la historia de la Tierra, tanto en el tiempo como en el espacio, según el *slogan* de Croizat.

La biogeografía de la vicarianza toma el método cladístico y lo emplea para determinar las relaciones jerárquicas entre áreas de endemismo (ver Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1987; Espinosa y Llorente, 1991). Los enunciados fundamentales de este enfoque (Minaka, 1987) son:

1. Los patrones de distribución geográfica se reconocen por la congruencia geográfica de especies de taxones diferentes que habitan un conjunto de áreas.

2. La congruencia geográfica se explica por una causa común.

3. Un evento de vicarianza, es decir, un suceso histórico que provocó la subdivisión o fragmentación de una biota ancestral en biotas descendientes, puede calificarse como un factor común, en contra de la explicación convencional, que apela a las capacidades específicas de dispersión de los distintos grupos como la causa de los patrones de distribución. Dichas capacidades de dispersión no pueden entenderse como factores comunes, sino independientemente, por lo que sólo pueden explicar patrones de distribución únicos.

La biogeografía dispersionista también ha sido criticada desde el punto de vista epistemológico. Enfoques como el ingenuo inductivismo que anunció Darlington (1957) en el prefacio de su *Zoogeography* (su advertencia de que le interesan más los hechos que las ideas, y que ha seguido el procedimiento de recopilar datos, ponerlos juntos y descubrir así las causas y principios de la distribución orgánica – p. vii -) resultaron francamente inadmisibles cuando empezó a difundirse la obra de Karl Popper en inglés (1968). Según su conocido criterio de demarcación las explicaciones dispersionistas quedarían fuera del ámbito científico, pues no pueden ser sometidas a prueba crítica. Ball (1976) señaló que la biogeografía dispersionista sólo ha sido capaz de generar explicaciones narrativas sobre la distribución de taxones particulares. Por ejemplo, la aceptación acrítica del concepto de centro de origen puede conducir a un número indeterminado de explicaciones para los mismos hechos, todas racionales, aunque ninguna se pueda poner a prueba. Así, cita un caso tomado de la bibliografía dispersionista sobre la distribución anfiatlántica que presentan ciertas especies de oligoquetos. Mientras que Omodeo (en Ball, 1976) invocó la existencia de un puente terrestre que permitió la migración de las especies europeas a Norteamérica, Gates (en Ball, 1976) atribuyó esa distribución disyunta al transporte activo que hizo el hombre durante los últimos 400 años. Aunque ambas explicaciones son históricas y racionales, ninguna hace predicciones que puedan someterse a falsación *sensu* Popper (1962). Las dos hipótesis tienen un bajo contenido de información, además de que no se excluyen mutuamente. El discutir cuál de las dos es la válida tendría tan poco sentido como preguntarse si "el cricket es un mejor deporte que el baseball" (Ball, 1976). Por la forma en que están planteadas estas dos explicaciones, no hay ninguna base lógica que permita justificar la preferencia por alguna de ellas.

Luego de hacer una evaluación de los tres enfoques de biogeografía histórica contemporánea (Dispersionismo, Vicarianza y Panbiogeografía), con base en el modelo epistemológico de Lakatos (1983), Craw y Weston (1984) concluyeron que el Dispersionismo ni siquiera alcanzaba el estatus de un programa de investigación científica, ya que para la localización de centros de origen, que es uno de los conceptos centrales de este enfoque, existe una serie variada, apriorística e incluso contradictoria de supuestos. Además, no genera predicciones novedosas, sino simplemente proporciona explicaciones narrativas sobre taxones particulares. Por tanto, carece de la mínima coherencia conceptual y metodológica que requiere un programa de investigación.

CONCLUSIONES

Desde que se propuso un esquema global de la distribución de las formas orgánicas sobre la superficie terrestre (*v. gr.* Sclater y Wallace) surgieron dos patrones que ineludiblemente han atraído la atención de los estudiosos de la geografía de la vida. Uno es el de las grandes regiones de endemismo; el otro, las grandes disyunciones de grupos relacionados (*v. gr.* intercontinentales o bipolares). Estos patrones han ejercido una especie de fascinación entre los biogeógrafos, y hacia la búsqueda de su explicación se ha canalizado el esfuerzo de varias generaciones de biogeógrafos, desde Buffon, De Candolle, Sclater, Darwin, Wallace y Hooker hasta Matthew, Darlington, Simpson, Hennig, Briggs, Nelson, Platnick y Croizat, por citar algunos de los más relevantes.

Durante el siglo XIX se generaron dos *tradiciones de razonamiento* (Martínez, 1997) que desde entonces se mostraron incompatibles entre sí. Cada una desarrolló su propio patrón de explicación y su propio *corpus* conceptual. Por un lado, surgieron explicaciones vicariancistas, como la de Hooker, que al principio fueron desestimadas y que resurgieron bajo un nuevo marco conceptual casi un siglo después con la importante obra de Leon Croizat, quien demostró empíricamente que la capacidad de dispersión y colonización de los diversos grupos de plantas y animales no guarda relación alguna con los principales patrones biogeográficos.

Por otro lado, surgió la explicación de la distribución orgánica mediante dispersiones a gran distancia sobre una geografía estable, promovida principalmente por Darwin y Wallace. Bajo esta concepción, la distribución orgánica no es más que el resultado fortuito de episodios múltiples e independientes de dispersión. Durante el auge de la biogeografía darwinista, los enfoques de Hooker y de Sclater por un lado, así como el de Croizat, fueron relegados respectivamente por los biogeógrafos darwinistas y neodarwinistas, a quienes no les interesó la identificación de regiones naturales de endemismo ni sus interrelaciones históricas.

Sin embargo, a partir de la segunda mitad de este siglo, el surgimiento de la teoría sobre tectónica de placas conmovió la premisa inmovilista del Dispersionismo. También en el período de posguerra empezaron a conocerse las ideas clasificatorias de Hennig, a partir de la traducción de su obra al idioma inglés, en 1966. El método explícito de la sistemática filogenética permitió establecer, con un rigor que no había sido capaz de alcanzar la sistemática gradualista del neodarwinismo, hipótesis de relaciones genealógicas entre grupos de taxones, expresadas a través de cladogramas, que fueron la base del método desarrollado por los biogeógrafos vicariancistas.

A partir de la década de los setentas, la discusión biogeográfica se ha nutrido más por cambios de concepción espacio-temporales que por la continuidad de contenidos entre teorías rivales. Los cambios importantes han ocurrido más por el desarrollo de diferentes contextos teóricos que por el descubrimiento de nuevos hechos empíricos de distribución, pues los patrones biogeográficos que se reconocen actualmente en esencia son los mismos que ya avizoraban los naturalistas del siglo XVIII. Más que un agregado de meros conocimientos empíricos, los paradigmas de la biogeografía histórica contemporánea son elaboraciones teóricas progresivamente refinadas.

Tanto la panbiogeografía como la biogeografía de la vicarianza esencialmente se han dirigido a encontrar patrones generales de distribución así como sus explicaciones. Se han dejado de lado las investigaciones idiosincráticas sobre taxones particulares, que fueron el quehacer normal del enfoque dispersionista. La búsqueda de centros de origen puntuales de grupos animales y vegetales particulares ya no tiene sentido dentro de la panbiogeografía y la vicarianza, pues su búsqueda implica aceptar que la dispersión y divergencia son la explicación de los patrones actuales de distribución.

Pero hay que destacar que existe otra diferencia entre los enfoques de la dispersión y de la vicarianza, que va más allá de que al primero le interese encontrar centros de origen y al segundo no. El asunto de fondo es elegir entre la disyuntiva de si en la historia de las biotas ha habido o no ciertas áreas geográficas que hayan actuado como centros de radiación evolutiva y de suministro de especies hacia otras áreas (Briggs, 1984). Si ha ocurrido, necesariamente se acepta que hay áreas con mayor importancia evolutiva que otras y que en esas áreas de generación y diversificación de grupos, el proceso de evolución ha actuado de una forma más intensa y efectiva. Esta tesis se inscribe dentro de la más pura ortodoxia darwiniana. Al rechazarla, los enfoques vicariancista y panbiogeográfico desafían no sólo a los biogeógrafos neodarwinistas, sino al mismo modelo de evolución por competencia, según el cual las nuevas especies con mayor capacidad competitiva desplazan a las antiguas en una lucha perenne por la existencia.

Dentro del desarrollo de la biogeografía histórica, la búsqueda de centros de origen y rutas de dispersión ha jugado un papel preeminente. Sin embargo, a partir del surgimiento de la panbiogeografía y la vicarianza como enfoques alternativos de biogeografía histórica, la versión dispersionista ha ido perdiendo vigencia en la medida en que ha sido incapaz de explicar y predecir patrones generales por medio de causas comunes. Los problemas sobre cómo localizar los centros de origen y cómo determinar las rutas de dispersión, antes que haberse resuelto, parecen haberse disuelto. Sin embargo, la polémica sigue. Conceptos surgidos recientemente, como el de *áreas ancestrales* (Bremer, 1992; Ronquist, 1994), pueden intepretarse como un reavivamiento del interés por ubicar espacialmente las áreas en donde se han originado los diversos taxones; aunque el sentido es distinto si se considera que en efecto debió de haber un área, cualquiera que sea ésta, para el origen de taxones y biotas.

La emergencia de los modelos de la panbiogeografía y la vicarianza marca una *ruptura epistemológica* (Bachelard, 1958) respecto al enfoque tradicional dispersionista. Para Wallace, las regiones biogeográficas son un artificio que emplean los biogeógrafos por convención, lo cual es útil para propósitos didácticos, de regionalización y clasificación de áreas. Bajo esta concepción, los biogeógrafos dispersionistas relacionan las áreas mediante algún índice de similitud que mide el número de taxones compartidos. En cambio, la panbiogeografía y la vicarianza coinciden en sostener que uno de los propósitos fundamentales de la biogeografía es desarrollar una clasificación natural, es decir, basada en relaciones genealógicas de las áreas, que son las que verdaderamente importan si lo que se desea es reconstruir la historia de la vida.

Una de las conclusiones que se ha avanzado después de las discusiones de los últimos años entre los estudiosos de la biología comparada, es que la mejor aproximación hacia el conocimiento de la historia espacial de la vida es la congruencia entre relaciones de área, establecidas a partir del análisis de diversos taxones. La evidencia de tales relaciones se obtiene a partir de hipótesis cladistas de taxones endémicos en el caso de la vicarianza, o a partir de homología espacial indicada por trazos generales, en el caso de la panbiogeografía. Como sea, el interés en los enfoques modernos de biogeografía histórica se ha desplazado hacia la búsqueda de patrones de interrelación del endemismo, mientras que la elaboración de narrativas sobre el origen y la dispersión de grupos particulares se está desvaneciendo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Martha Rocha del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por sus sugerencias y correcciones. El CONACyT (32002), DGAPA, UNAM IN-211397 y la Facultad de Ciencias, UNAM, fueron de gran importancia para la conclusión de este trabajo; beca a los autores en posgrado y estancia de investigación fueron significativos para otorgar tiempo suficiente al desarrollo de ésta y otras contribuciones en historia de la biogeografía. Las instalaciones del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la UNC, en Bogotá, Colombia, permitieron la conclusión de este manuscrito. John Lynch nos procuró el abstract de este trabajo. Fueron básicos los consejos de J. Morrone.

LITERATURA CITADA

ACOSTA, J. 1940. *Historia natural y moral de las Indias*. Edición de E. O'Gorman. Fondo de Cultura Económica, México.

ALLEN, J. A. 1892. Variations in vertebrated animals. *Amer. Nat.*, 26: 87-89.

BACHELARD, G. 1968. Epistémologie et histoire des sciences. *Revue de Synthése*, 49-52, p. 596-602.

BALL, I. R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypothesis. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.

BERNÁRDEZ, E. 1999. *¿Qué son las lenguas?* Alianza Editorial, Colección Lingüística, Barcelona.

BREMER, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.*, 41(4): 436-445.

BRIGGS, J. 1974. Operation of zoogeographic barrirers. *Syst. Zool.*, 23: 248-256.

BRIGGS, J. C. 1984. *Centres of origin in biogeography*. Biogeography Monographs 1. Biogeography Study Group. University of Leeds. 95 p.

BROWN, J. H. y A. C. GIBSON. 1983. *Biogeography*. Mosby, St. Louis.

BROWNE, J. 1983. *The secular ark: studies in the history of biogeography*. Yale University Press. London. 273 p.

BRUNDIN, L. Z. 1966. Transantartic relationships and their significance, as evidenced by chironimid midges. *Kungl. Svensk. Vetenskap. Handl.*, 4: 1-472.

BRUNDIN, L. Z. 1988. Phylogenetic biogeography. En: A. A. Mayers y P. S. Giller (eds.). *Analytical biogeography*: 243-369. Chapman and Hall, London.

BUENO, A. y J. LLORENTE. 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto. P. 1-33. En: J. Llorente (ed.). *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. UNAM, México.

CAIN, S. A. 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Brothers, New York and London.

CARLQUIST, S. 1974. *Island biology*. Columbia University Press, New York. 660 p.

CARSON, H. L.; D. E. HARDY; H. T. SPIETH y W. S. STONE. 1970. The evolutionary biology of the Hawaiian drosphilidae. En: M. K. Hetch y W. C. Steer (eds.). *Essays in evolutionand genetics in honour of T. H. Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, New York, p. 437-543.

CRACRAFT, J. 1975. Historical biogeography and earth history: Perspectives for future synthesis. *Ann. Missouri bot. Gard.*, 62: 227-250.

CRAW, R. C. 1992. Reciprocal traces: from motherland to (m)otherlands. *The body of the land*: 15-20. Dunedin Public Art Gallery, New Zealand.

CRAW, R. C. y P. WESTON. 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.*, 33: 1-13.

CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1, 2a y 2b. Publicados por el autor. Caracas, Venezuela.

CROIZAT, L. 1964. Space, time and form: The biological síntesis. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.

CROIZAT, L.; G. NELSON Y D. E. ROSEN. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.

DARLINGTON, P. J. Jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, New York, London, Sidney. 675 p.

DARWIN, C. R. 1859. *The origin of species*. Murray, London.

DE LATÍN, G. 1957. Die Ausbreitungzentren del holarktischen Landtierwelt. *Verhandl. Deustcht. Zool. Ges. Hamburg.*, 1956: 380-410.

DUELLMAN, W. E. (ed.). 1999. *Patterns of distribution of amphibians: A global perspective*. The John Hopkins Univ. Press. Baltimore. 633 p.

EISELEY, L. 1978. *El siglo de Darwin*. Editores asociados, México. 246 p.

ESPINOSA, D. y J. LLORENTE. 1991. Biogeografía de la vicarianza: historia e introducción a los fundamentos y métodos. En: J. Llorente (ed.). *Historia de la biogeografía: centros de origen* *y vicarianza*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

GADOW, H. 1913. *The wanderings of animals*. Cambridge U. Press, Cambridge.

GOULD, S. J. 1992. *La flecha del tiempo*. (*Time's arrow, time's cycle*, 1987). Versión al castellano de Carlos Acero Sánz. Alianza Editorial, Madrid. 232 p.

HALFFTER, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.*, 4-5: 1-7.

HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.

HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Argentina. 353 p.

HUMPHRIES, C. J. y L. PARENTI. 1987. *Cladistic biogeography*. Oxford Monographs on Biogeography. Oxford, Claredon.

HYDE, J. 1898. Variations in the rate of agricultural productions and one of their causes. *Science*, 8: 575-576.

JAHN, I., R. LÖTER y K. SENGLAUB. 1989. *Historia de la biología. Teorías, métodos, instituciones y biografías breves*. Labor, Barcelona. 780 p.

JANVIER, P. 1984. Cladistics: Theory, purposes, and evolutionary implications. En: J. W. Pollard (ed.), *Evolutionary theory: Paths into the future*. John Wiley and Sons, New York.

LACK, D. 1947. *Darwin's finches*. Cambridge University Press, London.

LAKATOS, I. 1983. *La metodología de los programas de investigación*. Alianza Editorial, Madrid.

LYELL, C. 1832. *Principles of geology*. Vol. II. John Murray, London. Facsimile of the first edition of Lyell's. The University of Chicago Press (1990), Chicago.

LLORENTE, J. y D. ESPINOSA. 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencias*, 42(3): 295-312.

LLORENTE, J.; N. PAPAVERO Y A. BUENO. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Rvta. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(91): 255-278.

MARTÍNEZ, S. 1997. *De los efectos a las causas. Sobre la historia de los patrones de explicación científica*. Paidós-UNAM, México. 190 p.

MATTHEW, W. D. 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318. Reimpreso (1939) en *Special Pub New York Acad. Sci.*, 1.

MAYR, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.*, 58: 3-41.

MAYR, E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press, Harvard, Massachusetts.

MINAKA, N. 1987. Branching diagrams in cladistics: their definitions and implications for biogeographical analyses. Bulletin for the Biogeographical Society of Japan, 42(10): 65-78.

MORRONE, J. J.; S. ROIG-JUNET Y J. V. CRISCI. 1994. South American beetles. *Nat. Geogr. Res. & Explor.*, 10(1): 103-115.

MÜLLER, P. 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm*. Dr. W. Junk B. V. Publishers, The Haghe.

MYERS, A. A. Y P. S. GILLER. 1988. *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, New York.

NELSON, G. 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *Jour. Hist. Biol.*, 11(2): 269-305.

NELSON, G. 1984. Cladistics and biogeography. En: Duncan, T. Y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. P. 273-293. Columbia University Press, New York.

NELSON, G. Y N. I. PLATNICK. 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, 30(5): 339-343.

NELSON, G. Y N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

NELSON, G. Y N. I. PLATNICK. 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series No. 119 (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co., Burlington, North Carolina.

Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.). 1981. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.

Papavero, N.; J. Llorente y D. Espinosa. 1995. *Historia de la Biología Comparada*. Vol. 1. UNAM, México. 203 p.

Papavero, N.; D. M. Teixeira; J. Llorente y A. Bueno. 2000. *Historia de la biogeografía en el período preevolutivo*. (Aceptado) Fondo de Cultura Económica, México.

Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. En: P. Y. Ladiges, C. J. Humphries y I. W. Martinelli (eds.), Austral biogeography, p. xi-xii. Australian Systematic Botany, Canberra.

Popper, K. R. 1962. *La lógica de la investigación científica*. (trad. Víctor Sánchez). Tecnos, Madrid.

Reig, O. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 8: 131-140.

Ronquist, F. 1994. Ancestral areas and parsimony. *Syst. Biol.*, 43: 267-274.

San Agustín. 1992. *La Ciudad de Dios*. (Versión de Editorial Porrúa, 11ª. Edición). Porrúa, México. 625 p.

Schuchert, C. 1932. Gondwana land bridges. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 43: 875-915.

Simpson, G. G. 1940. Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.*, 30: 137-163.

Simpson, G. G. 1952. Probabilities of dispersal in geologic time. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 99: 163-176.

Simpson, G. G. 1964. *Evolución y geografía: historia de la fauna de América Latina*. Eudeba, Buenos Aires.

Simberloff, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science. En: A. H. Brush y J. H. Clark, Jr. (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge. P. 411-485.

Templado, J. S. 1974. *Historia de las teorías evolucionistas*. Alambra, Madrid. 170 p.

Termier, H. y G. Termier. 1960. *Atlas de paléogéographie*. Masson, Paris.

Trabulse, E. 1985. *Historia de la ciencia en México: Siglo XVI*. CONACyT y Fondo de Cultura Económica, México.

Udvardy, M. F. D. 1969. *Dynamic zoogeography*. Van Nostrand Reinhold Co., London.

Vuilleumier, F. 1999. Biogeography on the eve of the twenty-first century: towards an epistemology. *Ostrich*, 70(1): 89-103.

Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Macmillan, London.

Wilson, E. O. (comp.). 1978. (version al español). *Ecología, evolución y biología de poblaciones*. Scientific American-Omega, Barcelona.

Zunino, M. y A. Zullini. 1995. *Biogeografía*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano. 310 p.